

## MECHANORECEPTOR SEJTEK A *MIMOSA PUDICA* TERCIER PULVINUSÁN

VISNOVITZ TAMÁS<sup>1</sup>, VILÁGI ILDIKÓ<sup>2</sup>, KRISTÓF ZOLTÁN<sup>1</sup>

<sup>1</sup>ELTE TTK Növény-szervezet-tani Tanszék  
1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/C.  
e-mail: visi@ludens.elte.hu

<sup>2</sup>ELTE TTK Élettani és Neurobiológiai Tanszék  
1117 Budapest, Pázmány Péter sétány 1/C.

**Kulcsszavak:** *Mimosa pudica*, mechanoreceptor, terciér pulvinus, elektrofiziológia, fény és elektronmikroszkópia

**Összefoglalás:** Annak ellenére, hogy feltűnően gyors mozgása miatt a *Mimosa pudica* kedvelt kísérleti objektum, mégis sok vele kapcsolatban a megválaszolatlan kérdés. Mái sem sikerült megtalálni azokat a mechanoreceptor sejtet, melyek érzékelik a külvilágból érkező mechanikai jeleket és továbbítják a növény felé (SHIMMEN 2001). Munkánk során a növény terciér pulvinusán ilyen mechanoreceptív sejtet fedeztünk fel. Megfigyeltük ezeknek a sejteknek a fény- és elektronmikroszkópos szerkezetét, igyekeztünk felderíteni a receptor sejtet és az azok közelében lévő szomszédos sejtet között meglévő sejt-sejt kapcsolatokat is. Elektrofiziológiai vizsgálataink igazolták, hogy az általunk felfedezett sejtet mechanikai ingerek segítségével ingerületbe hozhatók, és a keletkező akciós potenciálok tovaterjedve alkalmasak a levelek mozgását végző motorsejtet irányítására.

### Bevezetés

A gyors, aktív mozgást végző növények, mint a különböző *Dionaea* vagy *Mimosa* fajok évszázadok óta vizsgálatok alanyai. Francia kutatók már a 18. században megfigyelték a mimóza példáján, hogy a növényeknek is van biológiai órájuk, és ez az úgynevezett cirkadián óra a levelek nasztikus mozgásának irányításában is lényeges szerepet tölt be (BÜNNING 1973). Hamarosan arra is fény derült, hogy az állati mozgásokhoz hasonlóan a növények gyors levélmozgásainak irányításában is kulcsfontosságúak lehetnek az elektromos jelek. Az első növényi akciós potenciálról szóló beszámoló 1873-ból származik (BURDON-SANDERSON 1973). További vizsgálatok azt is igazolták, hogy az elektromos jelek segítségével megvalósuló jelátviteli lehetőséggel csaknem valamennyi növény rendelkezik (PICKARD 1973). Ugyanakkor, ahogyan Ueda és Yamamura vizsgálataiból kiderül, a kémiai transzmitterek, növényi hormonok, is jelentős szabályozó szereppel bírnak a növényi mozgások szabályozásában, ahogyan azt a mimóza gyors és lassú levélmozgásainak példája mutatja (UEDA és YAMAMURA 1999a, 1999b, 1999c).

A *Mimosa pudica* levélmozgásaival kapcsolatban viszonylag sok adat található a nemzetközi szakirodalomban, de vannak kérdések, melyekre a mai napig nincs egyértelmű válasz. A mimóza mozgásáért felelős képződmények, pulvinusok anatómiai szerkezete és motorsejtjeinek felépítése jól ismert; a szeizmonasztikus mozgás mechanizmusáról kialakult működési modell is kielégítő (FLEURAT-LESSARD et al. 1988). A motorsejtet jellemező kettős vakuolum rendszert (kolloidális és tannin vakuolum) japán kutatók már az 1960-as évek végén illetve a 70-es évek elején leírták (TORIYAMA, SATÓ 1971), de annak tényleges működésére csak később derült fény. A tannin vakuolumok

kalcium raktárként működhetnek, mint az izmokban található szarkoplazmatikus retikulum (HOLLINS és JAFFE 1997), míg a kolloidális vakuolum térfogatának változása az, ami előidézi a levelek mozgását (TORIYAMA és SATŐ 1968). A térfogatváltozás, a korábbi kolloidális elmélettel szemben, valószínűleg a vakuolumokban lévő kálium sók koncentrációjának változása következtében fellépő turgornyomás változás következménye (FLEURAT-LESSARD et al. 1997). A kálium kolloidális vakuolumból történő kiáramlásának szabályozásában, mint másodlagos hírvivőnek, a kalciumnak lehet fontos szerepe. A kalcium közvetlenül, potenciálfüggő csatornákon illetve más jelátvivő molekulákkal együtt hatva idézheti elő a vakuoláris kálium csatornák kinyílását, és a sejtek ozmotikus viszonyainak megváltozását (SANDERS et al. 2002). Az intracelluláris kalcium koncentráció emelkedése a sejt külső környezetéből érkező jel hatására jön létre, melyet receptor érzékel. Ez a receptor lehet külső (ioncsatorna, receptor-kináz stb.) vagy belső (WHITE és BROADLEY 2003).

A mimóza mechanikai ingert követő levélzáródása nagyon hasonlít a gázcserenyíló-sok abszcizinsav független működési mechanizmusára, ahol a külvilág felől érkező inger feszülés függő (stretch aktivált) ioncsatornák érzékelik (WARD 1995). Az ionok vándorlása akciós potenciált hoz létre, amely az állatoknál ismert „minden-vagy-semmi elv” alapján terjed, és a levélnyélen a floémában jól mérhető. Sebzés vagy hőhatás okozta stressz esetén, ami szintén a levelek záródását idézi elő, más lefutású, úgynevezett variációs potenciál regisztrálható (FROMM 1991). A különböző lefutású elektromos jel valószínűleg az egymástól különböző iniciációs útvonalra vezethető vissza. Az akciós potenciálok terjedéséről a növények körében is vannak elképzelések (FISAHN et al. 2004), de például a mimóza esetén, képződésük helyén, a pulvinusokon, mechanoszenzitív sejteket eddig még senkinek sem sikerült leírnia (SHIMMEN 2001). Munkánk során ilyen, gázcserenyíló melléksejt eredetű, mechanoreceptív sejteket figyeltünk meg a *Mimosa pudica* terciér pulvinusának adaxiális részén.

## Anyag és módszer

### Növénynevelés és „ex vivo” levelek készítése

A kísérleteket *Mimosa pudica* L. növényeken végeztük. A növények magjait gyengén savanyú kémhatású termőföld keverékbe (Flóravín B) vetettük és szobahőmérsékleten, bő vízellátással, természetes megvilágítás mellett neveltük.

Az elektrofiziológiai vizsgálatokat „ex vivo” leveleken végeztük. A leveleket a növényről történő leválasztás után vízbe helyeztük. A kísérleteket megelőzően 2–3 napig természetes megvilágítás mellett petricsészében tartottuk őket. A levelek, levélkék ilyen körülmények között 2–3 hétig életképesek, ingerlés hatására a szeizmonasztikus reakciót mutatják. A mérések előtt 2–3 nap akklimatizáció szükséges, hogy a sebzést követően kialakuló új ionegyensúlyok stabilan beállhassanak.

### Anatómiai módszerek

A morfológiai vizsgálatokhoz és a preparáláshoz Zeiss SMX sztereomikroszkópot használtunk.

A transzmissziós elektronmikroszkópos vizsgálatokhoz a mintákat 2,5%-os glutáraldehidben fixáltuk, majd pufferes mosás után 1%-os OsO<sub>4</sub>-dal utófixáltuk. A fixálás folyamán 0,1 M-os K-Na(PO<sub>4</sub>) puffer segítségével biztosítottuk az állandó pH-t (7,2). A víztelenítést etilalkohol sorral végeztük, majd propilén-oxidos intermedier közege keresztül (etanol:propilén-oxid 2:1; 1:1; 1:2, 0:1) Durcupan ACM (Fluka) illetve Spurr (SPI) műgyantába ágyaztunk be.

A beágyazott anyag félvékony előmetszését (1–1,5  $\mu$ m) Zeiss Hm 360 kerek mikrotommal végeztük, üveg kés segítségével. A félvékony metszeteket toluidinkék (pH 4,4) festés mellett vizsgáltuk, Olympus BH-2 fénymikroszkóppal, normál és differenciál kontraszt üzemmódban.

Egyes esetekben a fénymikroszkópos vizsgálatok során eltértünk a fent leírt elektronmikroszkópiában szokásos előkészítéstől. A tannin vakuolumok vizsgálatakor a fixáló elegyhez FeSO<sub>4</sub> reagenst adtunk, mely sötétkék-fekete színreakciót mutat a tanninnal (RUZIN 1999). A preparátumokat, vagy Zeiss SMX szteromikroszkóppal, vagy a víztelenítés után Historesin (Leica) metakrilát műgyantába ágyazva, Zeiss Hm 360 kerek mikrotommal, üveggés segítségével metszve, Olympus BH-2 fénymikroszkóppal vizsgáltuk.

Az ultravékony metszeteket Reichert Ultracut E ultramikrotommal és gyémánt késsel (70, illetve 50 nm), valamint Porter Blum ultramikrotommal és üveggéssel (90–100 nm) készítettük. A mintákat 5%-os, metanolban oldott uranil-acetáttal és ólom-citráttal (REYNOLDS 1963) kontrasztosítottuk. A vizsgálatokat Hitachi 7100 transzmissziós elektronmikroszkópon végeztük.

A scanning elektronmikroszkópos preparátumokat szintén 2,5%-os glutáraldehiddel fixáltuk, K-Na(PO<sub>4</sub>) puffer (pH 7,2) által biztosított közegben, majd a transzmissziós elektronmikroszkópos preparátumnál leírt módon víztelenítettünk. Abszolút alkoholból amil-acetátba vittük át a mintákat (etanol:amil-acetát 1:1 átmeneten keresztül). A kritikuspont szárítást, folyékony CO<sub>2</sub>-ban, Polaron CPD 7501 típusú kritikuspont szárító berendezéssel végeztük. A szárított mintákat Zeiss vákuumgőzölővel aranyoztuk, és Hitachi 2360N scanning elektronmikroszkóppal vizsgáltuk szekunder elektrondetektálásos üzemmódban.

### Elektrofiziológiai módszerek

A membránpotenciál méréséhez üveg mikrokapillárist alkalmaztunk, melyet Ag/AgCl nem polarizálódó mikroelektróddal kapcsolunk az erősítőhöz. A mikrokapillárisokat Sutter P-97 típusú tűhúzó berendezéssel készítettük, 1,0 mm külső és 0,75 mm belső átmérőjű feltöltő szállal ellátott borasilicate kapillárisokból. Ezeket 0,1 M-os NaCl oldattal töltöttük fel. A mérések Faraday-kalitkában folytak előerősítő alkalmazása mellett. A jelek 500x-osra történő erősítését SUPERTECH BioAmp típusú erősítő berendezés segítségével értük el. A görbéket INSTRUTECH VR-10A digitális adapteren keresztül, videomagnó segítségével rögzítettük. A mérés folyamán a potenciálváltozásokat analóg oszcilloszkópon (TEKTRONIX) követtük nyomon.

A mikroelektrodot Märzhäuser mikromanipulátor segítségével szúrtuk a sejtbe. Az elektród bevezetését Zeiss SMX sztereomikroszkóppal követtük, 100x-os nagyítás mellett. Az elektród sejtbe juttatásakor Polan-Jenner száloptikás megvilágítást alkalmaztunk.

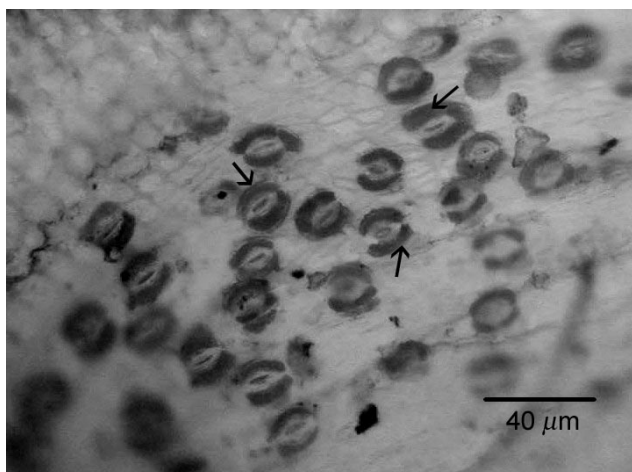
A minták kiszáradásának elkerülése érdekében víz perfúziót biztosítottunk a mérési kamrában. A folyadék áramlását Pharmacia perisztaltikus pumpa segítségével állítottuk elő, az áramlási sebesség kb. 1 ml/perc volt. A levélkéék állandó megvilágítását 40 W-os Tungram (Tungraflex R63) reflektorizzó szolgáltatta. Az ingerlés során a mechanikai ingert szintén üveg kapilláris biztosította.

A rögzített adatokat az Experimetria Intrasys szoftvere segítségével digitalizáltuk, és Microcal Origin 4.1 szoftverrel dolgoztuk fel.

## Eredmények és megvitatásuk

### Sztereomikroszkóppal végzett vizsgálatok

A *Mimosa pudica* harmadlagos pulvinusának adaxiális oldalán festetlenül élénkvrös színű, sztóma zárósejtekhez hasonló sejtek figyelhetők meg (1. ábra). Ezek a sejtek színüket tekintve is különlegesek, mert amennyiben ezek egyszerű zárósejtek lennének, akkor zöldnek, és nem vörös színűeknek kellene lenniük.

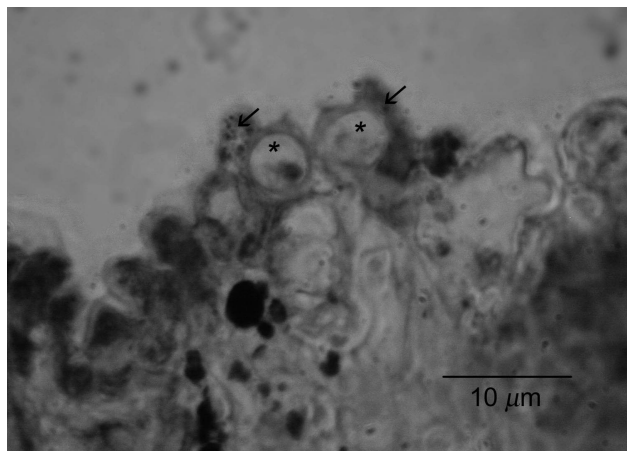


1. ábra Vörös, gázcserenyílás zárósejtekre hasonló receptorsejtek a *Mimosa pudica* harmadlagos pulvinusán. A nyílak a receptorsejtekre mutatnak.  
Figure 1 Red receptor cells on tertiary pulvinus of *Mimosa pudica* look like as stomatal guard cells. Arrows show these cells.

A vörös sejtek mechanoszenzitív voltára először akkor derült fény, mikor a terciér pulvinus ezen területét mikromanipulátor tűvel mechanikailag stimuláltuk „ex vivo” leveleken. A vörös sejteket is tartalmazó régióban, a szőrök és az egyszerű epidermisz sejtek nem mutattak kompetenciát a mechanikai inger felvételére és továbbítására, ugyanakkor, ha a már említett különleges sejtek kapták a mechanikai stimulust, a levél szeizmonasztikus mozgással bezárult. Ez a megfigyelés tette szükségessé a továbbiakban elvégzett vizsgálatokat, hiszen arra utalt, hogy sikerült megtalálni egyet a mimóza ismeretlen receptor sejtjei közül.

### Félvékony metszetek és a scanning elektronmikroszkópia eredményei

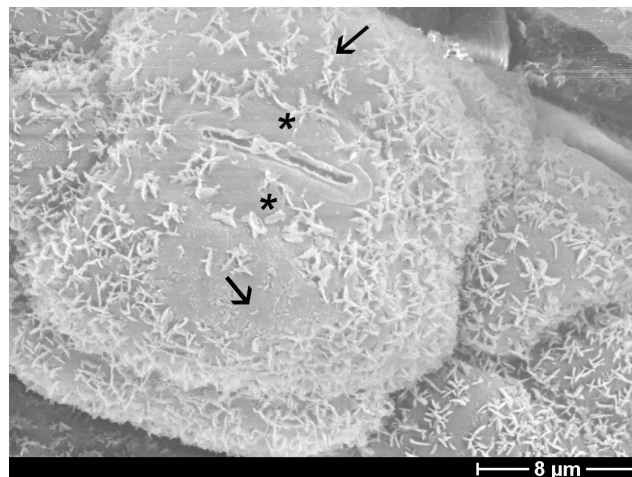
A félvékony metszetekből és a scanning elektronmikroszkópos képekből egyértelműen kiderült, hogy a vörös sejtek nem gázcserenyílás záró-, hanem gázcserenyílás melléksejtek (2–3. ábra). A fenti felismerésnek a jelentősége óriási lehet, hiszen köztudomású, hogy azoknál a növényeknél, ahol gázcserenyílás melléksejtek vannak jelen, azok a szómák mozgatasának szabályozásában töltenek be kulcsfontosságú szerepet (SQUIRE és MANSFIELD 1972).



2. ábra A harmadlagos pulvinuson található receptor komplexum fénymikroszkópos képe. Jól látszik a melléksejt eredetű receptorsejt (nyíl) illetve a zárósejt (csillag) maradványa.

Figure 2 Receptor complex on the tertiary pulvinus of mimosa by light microscope.

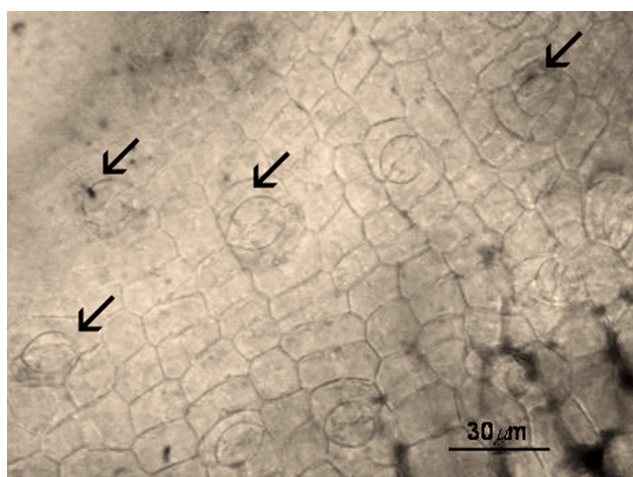
Arrows point to receptor cells, originate from stomatal subsidiary cells and stars show guard cells between the receptor cells.



3. ábra A harmadlagos pulvinus mechanoreceptorának scanning elektronmikroszkópi képe, melyen a receptorok (nyilak) és a zárósejtek (csillag) is megfigyelhetők.

Figure 3 Receptor complex with the receptor subsidiary cells (arrows) and guard cells (stars) by scanning electron microscope.

Ahhoz, hogy igazoljuk, a mechanoreceptív sejtek valóban gázcserenyílás melléksejt eredetűek, és nem csak kifejlett állapotban tűnnek annak, megfigyeltük fejlődésüket. Bizonyos fejlettségi stádiumban, mikor a levelek már érzékelik az érintést, de a furcsa vörös sejtek még 100x-os nagyításnál, sztereomikroszkóppal nem figyelhetők meg, fénymikroszkóppal szabályos paracitikus melléksejtekkel rendelkező sztómák láthatók, de a melléksejtek már ekkor is vörös elszíneződésűek (4. ábra). Az elszíneződés igazolja, hogy ezek azok a sejtek, melyek később receptor funkcióval bírnak és egyúttal igazolják a sejtek eredetét is, ami megmagyarázhatja, hogy miért ezek a sejtek váltak a szisztémás mozgás egyik irányítójává. Evolúciós szempontból logikusnak tűnik, hogy a motoros sejtek irányításához olyan sejt szolgáltatja a jelet, ami minden egyéb esetben hasonló jelet szolgáltat a sztómáknak, hasonló környezeti inger hatására.



4. ábra Fiala receptorok, ahol még könnyen felismerhető, hogy a vörös sejtek paracitikus melléksejtektől (nyílak) származnak.

Figure 4 Young receptor cells (arrows) show paracytocal stomatal structure.

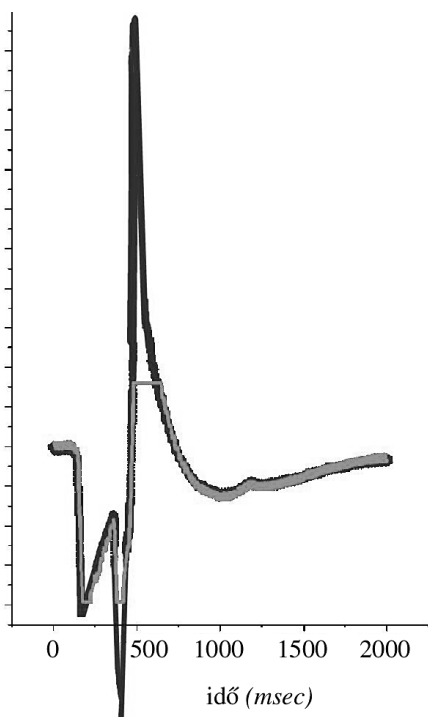
### Elektrofiziológiai vizsgálat és a vörös szín valószínű szerepe

Állításunk igazolásához, miszerint a vörös sejtek mechanoreceptorként funkcionálnak, azt kell belátnunk, hogy mechanikai stimulus hatására olyan jelet képeznek, mely a növény többi része számára érzékelhető. A kísérlet elvégzéséhez élő, kapcsolatokkal rendelkező sejtekre van szükség, de in vivo a mérés technikai okok miatt nem végezhető el, ezért ex vivo levélkéket használtunk.

A mérőelektódot a vörös sejtekbe szúrtuk, majd egy üveg kapillárisal mechanikai úton ingereltük a levelet, és a sejt membránpotenciálját mértük egy külső referencia elektródhoz képest. A membránon, az ingerlési műtermék mögött, először hiper- majd depolarizáció következett be, amit repolarizáció követett (5. ábra). Az eredményt az ismétlések során többször is sikerült reprodukálnunk. A technikai korlátok miatt, sajnálatos módon csak az akciós potenciál lefutásának menetét tudtuk megállapítani, mindez mégis elegendő ahhoz, hogy igazoljuk, a vörös sejtek ingerlés hatására olyan receptorpotenciált

generálnak, mely akciós potenciálként továbbterjedve előidézhetheti a levelek záródását és a növény szisztémás válaszát.

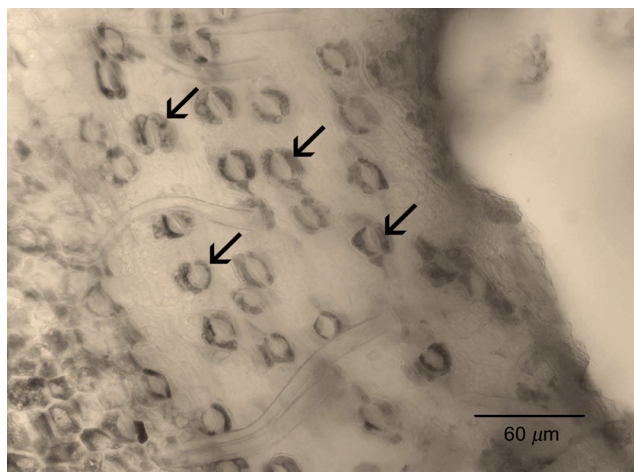
Érdekes kérdés, hogy van-e jelentősége a receptorsejtek jellegzetes színének? A kérdés eldöntéséhez először azt kellett tisztáznunk, hogy mi lehet az a színanyag, ami meg-



festi ezeket a sejteket. A kérdés eldöntéséhez  $\text{FeSO}_4$ -os citokémiai festést alkalmaztunk. A festés hatására a sejtek megfeketedtek (6. ábra), ami tannin tartalomra utal. Figyelembe véve, hogy a tannin vakuolumok nagy valószínűséggel a  $\text{Ca}^{2+}$  raktározásában töltenek be szerepet (HOLLINS és JAFFE 1997) illetve hogy a növények esetében a  $\text{K}^+$  és  $\text{H}^+$  ionok mellett a  $\text{Ca}^{2+}$  ionoknak kulcsfontosságú szerepe van az akcióspotenciálok kialakulásában (SHEPHERD et al. 2001) arra a következtetésre jutunk, hogy a tannin vörös színe és jelenléte kalcium raktározásra, és ezen keresztül a receptor funkcióra utal.

5. ábra A vörös melléksejtben mechanikai ingerlés után mért receptor potenciál (szürke) és annak extrapolált képe (fekete).

Figure 5 The measured receptor potential in the red subsidiary cells after mechanical stimulation (grey) and its extrapolation (black).



6. ábra A  $\text{FeSO}_4$ -gyel végzett citokémiai reakció a receptor sejteknél fekete elszíneződést okozott (nyilak), ami tannin jelenlétére utal.

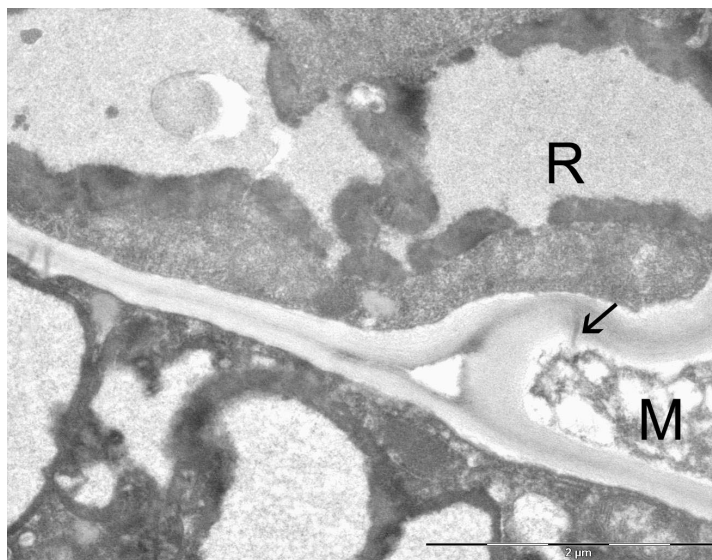
Figure 6 Fixation in the presence of  $\text{FeSO}_4$  caused black discolouration (arrows) on red receptor cells which suggest that these cells contain tannin.

### Ultrastrukturális vizsgálatok eredménye és következményei:

Miután sikerült igazolnunk, hogy a felfedezett, módosult gázcserenyílás melléksejtek a mechanikai inger hatására receptor potenciált generálnak, mely lefutása alapján alkalmas a mozgást végző motorsejtek vezérlésére, még igazolnunk kellett, hogy valóban van a receptor és az effektor sejtek között olyan kapcsolat, ami lehetővé teszi akciós potenciál terjedését.

Mióta 1879-ben Tangl felfedezte a plazmodezmákat, azóta tudjuk, hogy a magasabb rendű növények csak szupracelluláris élőlényként kezelhetők, ugyanis ezeken a csatornákon keresztül a növény sejtjei a szimplazmatikus úton keresztül kapcsolatban vannak egymással (BALUÖKA et al. 2004). Bizonyos az is, hogy csak egyes speciális esetekben hiányoznak a plazmodezmás kapcsolatok. Ilyen hiány áll fenn az érett sztóma zárósejtek és környezetük illetve az epidermisz és az alatta lévő parenchima sejtek között (CSEH 2003). Ahol viszont a plazmodezmás kapcsolat jelen van, ott az állati idegrendszerből ismert módon szinapszisként működhet (BALUÖKA et al. 2003), rajta keresztül az elektromos jelek, akciós potenciálok tovább terjedhetnek.

Az elektronmikroszkópos vizsgálatok során sikerült plazmodezmás kapcsolatot találnunk a receptor melléksejtek, és az irodalomból ismert ingerlékeny (FEURAT-LESSART et al. 1997) motoros sejtek között (7. ábra), ami pedig azt jelenti, hogy a vörös sejtekben keletkező receptor potenciál valóban el tud jutni a motorsejtekhez, tehát valóban betölthetik a terciér pulvinuson a mechanoreceptor feladatát.



7. ábra Plazmodezma (nyíl) elektronmikroszkópi képe a receptor sejt (R) és az ingerlékeny motoros sejt (M) között

Figure 7 Plasmodesmata (arrow) between the receptor cell (R) and the excitable motor cell (M) by transmission electron microscope.



## Köszönetnyilvánítás

Szeretnénk köszönetet mondani mindazoknak, akik munkánkat segítették, és akik nélkül ez a dolgozat nem jöhetett volna létre. Köszönet illeti Isépy Istvánt, aki mindig biztosított számunkra kísérleti alanyokat, Preininger Évát, aki nagy segítségünkre volt a vörös sejtek direkt ingerlésében, Vági Pált, akire a munka folyamán mindig számíthattunk, Gergely Katalint, Jónás Csillát és Tarján Máriát, aki a fény- és elektronmikroszkópos előkészítés során voltak segítségünkre, valamint Varró Petrát és Bende Melindát. Köszönjük a KVVVM, Persányi Miklós miniszter úrnak, az Ifjú Botanikusok Előadói versenyén szereplők részére a publikálásban is nyújtott anyagi segítségét.

## Irodalom

- BALUÓKA F., ÁAMAJ J., WOJTASZEK P., VOLKMANN D., MENZEL D. 2003: Cytoskeleton-Plasma Membrane-Cell Wall Continuum in Plants. Emerging Links Revisited. *Plant Physiol.* 133: 482–491
- BALUÓKA F., HLAVACKA A., VOLKMANN D., MENZEL D. 2004: Getting connected: actin-based cell-to-cell channels in plants and animals. *Trends in cell Biology* 14: 404–408
- BÜNNING E. 1973: *The Physiological Clock*. English University Press, London
- BURDON-SANDERSON J. 1873: Note on the electrical phenomena which accompany irritation of the leaf of *Dionaea muscipula*. *Proc. R. Soc.* 21: 495–496.
- CSEH E. 2003: A plazmodezmák. *Botanikai Közlemények* 90: 95–105
- FISAHN J., HERDE O., WILLMITZER L., PEÑA-CORTÉS H. 2004: Analysis of the Transient Increase in Cytosolic  $Ca^{2+}$  during the Action Potential of Higher Plants with High Temporal Resolution: Requirement of  $Ca^{2+}$  Transients for Induction of Jasmonic Acid Biosynthesis and PINII Gene Expression. *Plant Cell Physiol.* 45: 456–459.
- FLEURAT-LESSARD P., ROBIN G., BONMORT J., BESSE C. 1988: Effects of Colchicine, Vinblastine, Cytochalasin B and Phalloidin on the Seismonastic Movement of *Mimosa pudica* Leaf and on Motor Cell Ultrastructure. *Journal of Experimental Botany* 39: 209–221
- FLEURAT-LESSARD P., BOUCHÉ-PILLON, S.; LEOP C.; BONNEMAIN, J-L. 1997 Distribution and Activity of the Plasma Membrane  $H^{+}$ -ATPase in *Mimosa Pudica* L. in Relation to Ionic Fluxes and Leaf Movements. *Plant Physiol.* 113: 747–754
- FROMM J. 1991: Control of phloem unloading by action potentials in *Mimosa*. *Physiol. Plant.* 83: 529–533
- HOLLINS D. L., JAFFE M. J. 1997: On the role of tannin vacuoles in several nastic leaf responses. *Protolasma* 199: 215–222
- PICKARD B. G. 1973: Action Potential in Higher Plants. *Bot. Rev.* 39: 172–201
- REYNOLDS E.S. 1963: The use of lead citrate at high pH as an electron-opaque stain in electron microscopy. *The Journal of Cell Biology* 17: 208–212
- RUZIN S. E. 1999: *Plant microtechnique and microscopy*. Oxford University Press, Oxford
- SANDERS D., PELLOUX J., BROWNLEE C., HARPER J. F. 2002: Calcium at Crossroads of Signaling. *The Plant Cell* 14: 401–417
- SHEPHERD V. A., SHIMMEN T., BEILBY M. J. 2001: Mechanosensory ion channels in *Chara*: the influence of cell turgor pressure on touch-activated receptor potentials and action potentials. *Aust. J. Plant Physiol.* 28: 551–566
- SHIMMEN T. 2001: Involvement of receptor potentials and action potentials in mechano-perception in plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 28: 567–576
- SQUIRE G. R., MANSFIELD T. A. 1972: A Simple Method of Isolating Stomata on Detached Epidermis by Low pH Treatment: Observations of the Importance of the Subsidiary Cells. *New Phytol.* 71: 1033–1043
- TORIYAMA H., SATÓ S. 1968 Electron Microscope Observation of the Motor Cell of *Mimosa pudica* L. II. On the Contents of the Central Vacuole of the Motor Cell. *Proc. Japan Acad.* 44: 949–953
- TORIYAMA H., SATÓ, S. 1971: On the Contents of the Central Vacuole in the *Mimosa* Motor Cell. *Cytologia.* 36: 359–375
- UEDA M., YAMAMURA S. 1999a: Leaf-opening Substance of *Mimosa pudica* L.; Chemical Studies on the Other Leaf Movement of *Mimosa*. *Tetrahedron Letters* 40: 353–356

- UEDA M., YAMAMURA S. 1999b: Leaf-closing Substance of *Mimosa pudica* L.; Chemical Studies on the Another Leaf Movement of Mimosa II. Tetrahedron Letters 40: 2981–2984
- UEDA M., YAMAMURA S. 1999c: The Chemistry of Leaf-movement in *Mimosa pudica* L. Tetrahedron 55: 10937–10948
- WHITE P. J., BROADLEY M. R. 2003: Calcium in Plants. Annals of Botany 92: 487–511

MECHANORECEPTOR CELLS ON THE TERTIARY PULVINUS OF *MIMOSA PUDICA* L.

TAMÁS VISNOVITZ<sup>1</sup>, ZOLTÁN KRISTÓF<sup>1</sup>, ILDIKÓ VILÁGI<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Department of Plant Anatomy, Eötvös Lorand University  
Pázmány Péter sétány 1/C, H-1117 Budapest Hungary  
e-mail: visi@ludens.elte.hu

<sup>2</sup>Department of Physiology and Neurobiology, Eötvös Lorand University  
Pázmány Péter sétány 1/C, H-1117 Budapest Hungary

**Keywords:** *Mimosa pudica*, mechanoreceptor, tertiary pulvinus, electrophysiology, light and electron microscopy,

**Summary:** Sensitive plant (*Mimosa pudica* L.) is famous for its rapid leaf movements, so there are several of scientific essays about this plant in the international literature. Nowadays the mechanism of leaf dropping is well-known, but there are a lot of questions which are unanswered. One of these unanswered questions is how this plant can feel mechanical stimuli. The mechanoreceptor cells have not been identified (Shimmen 2001). In this article some mechanoreceptive cells are described on tertiary pulvini of mimosa. As electrophysiological studies show, these excitable cells produce receptor potentials which can control the leaf movements through the action of motor cells. During the electronmicroscopic observation, plasmodesmata were found between that receptor cells and excitable 'motor cells', which contain double vacuole system, so action potential can pass down from receptors to pulvinar motor cells, which means that these cells can be functional mechanoreceptors on tertiary pulvini.